Bonn. zool. Beitr.	Bd. 43	H. 3	S. 367—382	Bonn, Oktober 1992

La troisième molaire supérieure chez les Muridae d'Afrique tropicale et le cas des genres *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*

C. Denys & J. Michaux

Abstract. Examination of upper M3 dental morphology of African Murinae as well as of Dendromurinae, Cricetomyinae and Petromyscinae allows the recognition of 9 morphotypes. Genera *Acomys*, *Uranomys* and *Lophuromys* have a specific pattern of the upper M3 with two or three cusps more or less well individualized in the anterior chevron. This morphotype is clearly opposed to morphotypes exhibited by the other Murinae where there is always an anterostyle (cusp t1) and an anterior chevron basically made of three cusps. *Acomys*, *Uranomys* and *Lophuromys* must be separated from Murinae on the basis of this difference. The upper M3 of *Acomys*, *Uranomys* and *Lophuromys* is also clearly different from upper M3 of Dendromurinae, Cricetomyinae and Petromyscinae. The study of the upper M3 is useful to separate closely or supposedly related genera. Examination of upper M3 is thus essential to the investigation of material extracted from owl pellets and geological deposits.

Key words. Rodentia, Muridae, dental morphology, systematics, Africa, *Acomys*.

Introduction

Les Muridae constituent un groupe très diversifié de rongeurs qui occupent surtout les zones tropicales de l'ancien monde. Sa classification sous-familiale soulève un certain nombre de problèmes qui sont exposés dans Ellerman (1940), Carleton & Musser (1984), Honaki et al. (1982). Les classifications destinées à l'usage des zoologues, reposent, pour des raisons évidentes, sur l'analyse des caractères externes ou crâniens. Ces caractères ne sont pas toujours suffisants pour séparer des espèces que les allozymes ou bien les chromosomes séparent aisément. Depuis la généralisation de l'étude des allozymes, certains chercheurs portent leur attention aux mensurations crâniennes et aux méthodes d'analyse multivariée (Auffray et al. 1990, Granjon & Cheylan, 1990, Dieterlen & Van der Straeten 1988, Robbins & Van der Straeten 1989).

Les travaux des zoologistes, en ce qui concerne la reconnaissance des espèces, ne prennent toujours pas suffisemment en compte la morphologie dentaire bien que celle-ci apporte des critères supplémentaires de détermination. Parmi les rares travaux qui lui accordent une importance, il faut citer ceux de Misonne (1969), de Petter (1966) et de Musser (1981). Si les caractères dentaires aident aux déterminations spécifiques d'animaux actuels, eux seuls autorisent l'étude des restes qui proviennent de pelotes de régurgitation de rapaces ainsi que des gisements paléontologiques. La morphologie dentaire joue encore un rôle déterminant dans la recherche phylogénétique (Jacobs 1978; Jaeger et al. 1985; Hutterer et al. 1988, Jacobs et al. 1989, 1990).

Si des clefs de détermination mettent en avant quelques caractères des premières molaires supérieures — le meilleur exemple est celui de la présence des t1 et t4 aux M1/ qui sépare les sous-familles des Dendromurinae, Murinae, et Cricetomyinae

(Petter 1966) — il faut bien constater l'absence d'utilisation des autres dents. Ainsi, dans la grande majorité des cas, il n'y a pas mention de la M3/ alors que chez les Murinae, nos observations préliminaires montrent que cette dent présente une grande diversité de forme et de taille, restée jusqu'ici inexploitée. Cette dent, par ailleurs, se révèle avoir un fort poids dans les analyses phylogénétiques (Denys et al., sous-presse).

Nous traiterons les Dendromurinae, Cricetomyinae, Petromyscinae et Murinae comme les représentants, avec d'autres sous-familles, de la famille des Muridae, suivant en cela Carleton & Musser (1984). Les molécularistes adoptent cette convention (Sarich 1985; Wilson et al. 1987).

Matériel et méthode

Les Muridae (sensu Carleton & Musser 1984) étudiés dans ce travail appartiennent à des sous-familles endémiques d'Afrique tropicale (Dendromurinae, Cricetomyinae, Petromyscinae) plutôt mal connues sur le plan dentaire, et aux Murinae de la même région, qui, à la différence de leurs homologues du sud-est asiatique, n'ont pas fait l'objet de travaux aussi développés. Le présent travail n'inclut pas les Otomyinae dont les molaires possèdent une structure laminaire caractéristique, très dérivée.

La liste des taxons observés est donnée ci-après:

Cricetomyinae: *Cricetomys*, *Saccostomus*
Petromyscinae: *Delanymys*, *Petromyscus*
Dendromurinae: *Beamys*, *Dendromus*, *Dendroprionomys*, *Deomys*, *Malacothrix*, *Prionomys*, *Steatomys*
Murinae: *Acomys*, *Aethomys*, *Arvicanthis*, *Colomys*, *Dasymys*, *Dephomys*, *Desmomys*, *Grammomys*, *Hybomys*, *Hylomyscus*, *Lamottemys*, *Lemniscomys*, *Lophuromys*, *Malacomys*, *Mastomys*, *Mus* (*Nannomys*), *Muriculus*, *Mylomys*, *Oenomys*, *Pelomys* (*Komemys*), *Pelomys* (*Pelomys*), *Praomys* s. l. [*Praomys* (*Myomys*), *Praomys* (*Myomyscus*), *Praomys* (*Praomys*)], *Rhabdomys*, *Stenocephalemys*, *Stochomys*, *Thallomys*, *Thamnomys*, *Zelotomys*.

Les molaires diminuent plus moins fortement de taille de la M1/ à la M3/. Cette réduction s'accompagne d'une simplification plus ou moins forte du dessin dentaire en raison de la disparition ou de la fusion de certains tubercules. Pour cette raison, l'interprétation des différents cuspides de la troisième molaire supérieure peut s'avérer délicate.

Les tubercules de la M3/ reçoivent les mêmes désignations (Michaux 1971; Misonne 1969; Musser 1981) que ceux de la M2/, les deux dents étant en contact de la manière suivante, t8 de la M2/ contre t5 de la M3/. Cette dent se divise en deux lobes, un lobe antérieur qui porte un chevron formé par le t6, côté externe, le t5 au centre et, côté interne, le t4. Le lobe antérieur de la molaire porte en général un petit t3, côté antéro-labial, et un fort t1, côté antéro-lingual. Les tubercules du lobe postérieur, souvent au nombre de deux, sont désignés comme t8 et t9. La présence de deux tubercules internes donne son originalité au dessin murin par rapport au dessin cricétin, la M3/ se caractérisant du côté interne par la présence, à l'avant, du t1, et, à l'arrière, du t4 (Fig. 1).

Abréviations: MNHN, Muséum national d'histoire naturelle; MAC, Musée de l'Afrique centrale; SMNS, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart; LACM, Los Angeles County Museum; TM, Transvaal Museum; SAM, South African Museum; RUCA, Université d'Anvers, Rijksuniversitair Centrum Antwerpen; BMNH, Natural History Museum London.

Résultats et discussion

Les M3/ des Muridae africains montrent une grande variété des dessins dentaires qui se répartissent en neuf morphotypes (Tab. 1).

Morphotype 1 (Fig. 2): Pas de tubercule antéro-interne, présence fréquente d'un

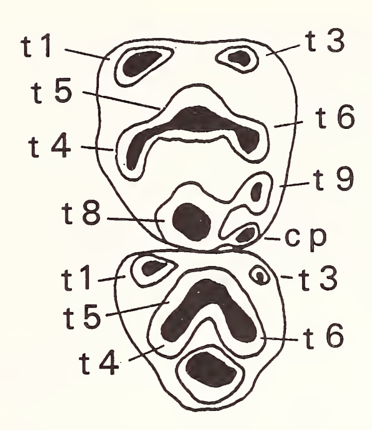


Fig. 1: M2—3 sup. gauches de *Progonomys* de Lo Fournas 7. Les cuspides sont numérotés d'après Miller (1912). Cp: Cingulum postérieur. Les tubercules t4, t5, t6 constituent le lobe antérieur encore appelé chevron.

t3; M3 sup. réduites ou non réduites; chevron constituant le lobe antérieur sans tubercules différenciés. Ce morphotype se retrouve chez des genres placés dans des sous-familles distinctes: Cricetomyinae, Dendromurinae et Petromyscinae, (*Saccostomus*, *Cricetomys*, *Dendromus*, *Steatomys*, *Malacothrix*, *Beamys*, *Dendroprionomys*, *Deomys*, *Prionomys*, *Delanymys*, *Petromyscus*).

Morphotype 2 (Fig. 3): Trois tubercules principaux, au plus, pour le lobe antérieur de la dent (il n'y a pas, à la fois, un tubercule antéro-interne et un premier lobe constitué par 3 tubercules); présence fréquente d'un t3; M3/ réduites ou non réduites. Il regroupe *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*.

Nos observations révèlent la grande variabilité morphologique des M3/ d'*Acomys*, d'*Uranomys* et de *Lophuromys*. Chez toutes les espèces africaines d'*Acomys*, le t3 est présent. Chez une espèce, *A. dimidiatus homericus* (Sultanat d'Oman; Collection Harrison), un des spécimens montre en plus du t3, un petit tubercule antéro-interne t1. Des liaisons qui peuvent se former indifféremment du côté labial ou du côté lingual entre le lobe antérieur et le lobe postérieur accentuent encore la variabilité des M3 sup. (Petter 1983). Une population d'*Uranomys ruddi foxi* du Muséum de Tervuren se singularise par un t3 assez réduit et présent chez trois quart des spécimens observés. La M3/ réduite de *Lophuromys* pose également un problème d'interprétation. Dans sa révison du genre, Dieterlen (1976) souligne la très grande variabilité des M3 sup. Il n'avance pas d'interprétation des tubercules. Nos observations indiquent que *L. flavopunctatus*, *L. woosnami*, *L. rahmi*, *L. sikapusi*, *L. nudicaudus* posséderaient un petit t3 sur la M3/. Ces espèces n'auraient pas de t1. *L. cinereus*, *L. medicaudatus*, *L. luteogaster* n'auraient pas de t3. Nos observations montrent encore que le nombre des tubercules du premier lobe de la M3/ est le plus souvent limité à deux. Leur identification pose un problème qui ne pourra être résolu qu'une fois reconnue l'homologie des tubercules.

Tableau 1: Morphotypes de M3 supérieure reconnus chez les Dendromurinae, Cricetomyinae, Petromyscinae et les Murinae africains. Dents gauches, non à l'échelle.

1		*Saccostomus, Cricetomys, Beamys, Dendromus Steatomys, Malacothrix, Dendroprionomys Deomys, Prionomys, Petromyscus, Delanymys*
2		*Acomys, Uranomys, Lophuromys*
3		*Rhabdomys, Aethomys, Muriculus, Malacomys Mastomys, Praomys s. l., Lemniscomys* (certains) *Stenocephalemys*
4		*Arvicanthis, Dasymys, Stochomys Lemniscomys* (certains)
5		*Colomys, Dephomys, Hybomys Hylomyscus, Zelotomys, Lemniscomys* (certains)
6		*Grammomys, Thallomys*
7		*Oenomys, Lamottemys Thamnomys, Desmomys*
8		*Mylomys, Pelomys (Komemys, Pelomys)*
9		*Mus (Nannomys)*

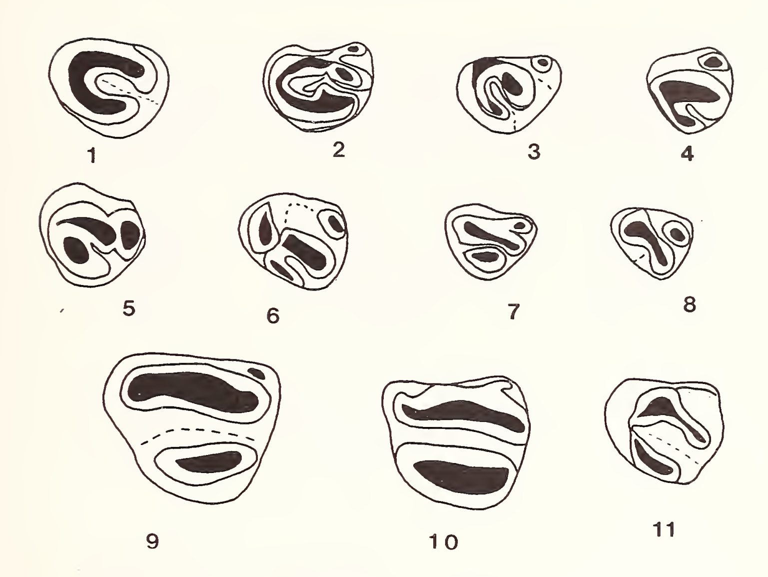


Fig. 2: Morphotype 1: (1) *Petromyscus collinus* BMNH 25-1.2.163 Namibie, (2) *Delanymys brooksi* BMNH 14. 861 Zaïre, (3) *Malacothrix typica* MNHN 1936-1541 Af. du Sud, (4) *M. typica* MNHN 1964-292 Af. du Sud, (5) *Steatomys* sp. MNHN 1980-396 Haute Volta, (6) *S. pratensis* BMNH 78.844 Zambie, (7) *Dendromus mystacalis* MNHN 1983-217 Gabon, (8) *D. melanotis* BMNH 14.5.4.19 Af. S, (9) *Saccostomus campestris* origine indét., (10) *Beamys hindei* BMNH 10.9.22.32 Kenya, (11) *Deomys ferrugineus* MNHN 1983-227 Gabon. Dents gauches.

Morphotype 3 (Fig. 4): Présence d'un t1; lobe antérieur formé de trois tubercules disposés en un chevron symétrique; Il se rencontre chez les genres *Aethomys*, certains *Lemniscomys*, *Praomys* s. l. (*Myomys*, *Myomyscus*, *Praomys*), *Rhabdomys*, *Stenocephalemys*, *Muriculus*, *Mastomys*, *Malacomys*.

Ce morphotype se rencontre avec une grande constance chez toutes les espèces d'*Aethomys*. Il semble ainsi difficile de définir des divisions à l'intérieur de ce genre, la seule variation observée concerne la présence d'un ou deux tubercules au lobe postérieur. *Lemniscomys* offre une situation comparable pour le lobe postérieur. Certains individus d'une même espèce peuvent présenter une disposition plus ou moins symétrique du premier lobe. Chez les différents sous-genres de *Praomys*, la disposition du premier lobe de la M3/ varie peu et on n'observe pas de cas où on trouve deux tubercules au lobe postérieur. *Muriculus* se distingue très bien des *Mus*, sur la M3/, ce qui justifie son attribution à un genre particulier. Il se rapproche aussi des *Praomys*, ce qui est une hypothèse phylogénétique qui mériterait d'être éprouvée.

Morphotype 4 (Fig. 5): Présence d'un t1; lobe antérieur formé de deux à trois tubercules (alignés) parfois mal différenciés: *Arvicanthis*, *Stochomys*, *Dasymys*, *P.* (*Pelomys*). Le Murinae sub-fossile de la Gran Canaria (Iles Canaries, Espagne) *Canariomys tamarani* entre dans cette catégorie (Lopez Martinez & Lopez Jurado 1987).

Morphotype 5 (Fig. 6): Présence d'un t1; lobe antérieur formé de trois tubercules

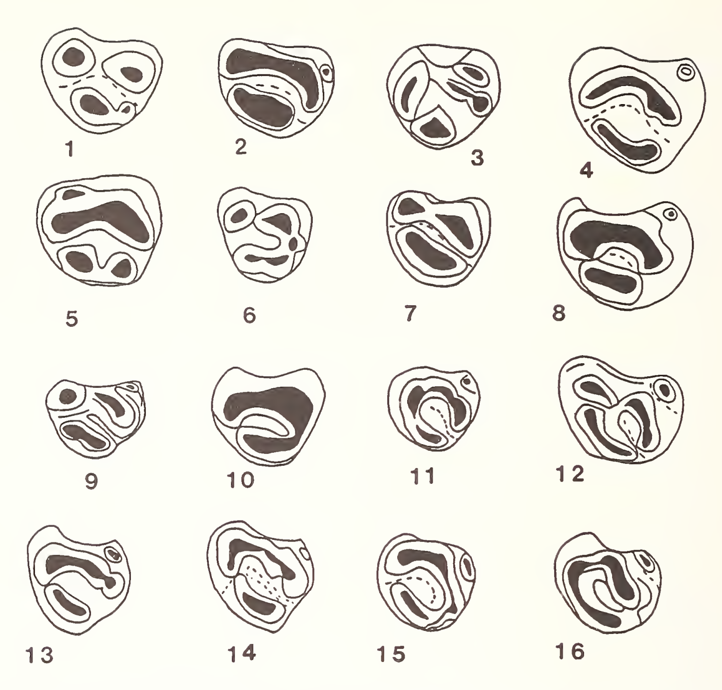


Fig. 3: Morphotype 2: (1) *Lophuromys sikapusi* MNHN 1960-654 Guinée, (2) *Lophuromys sikapusi* MNHN 1991-428, (3) *Lophuromys rahmi* RUCA Coll. 5278 Kayove, (4) *Acomys cahirinus* MNHN 1956-188 Palestine, (5) *Lophuromys flavopunctatus* HZN 38-15103 Malawi, (6) *Lophuromys flavopunctatus* BMNH 73-1158 Kenya, (7) *L. flavopunctatus* MNHN 1961-28 Kenya, (8) *Acomys russatus* MNHN 1981-1056 Sinaï, (9) *Lophuromys nudicaudus* MNHN 1961-303 RCA, (10) *Lophuromys melanonyx* MNHN 1972-259 Ethiopie, (11) *Acomys percivali* MNHN 1975-301 Ethiopie, (12) *Acomys spinosissimus* HZM 11.15.491 Malawi, (13) *Uranomys ruddi* MNHN 1973-460 Côte d'Ivoire, (14) *Uranomys ruddi* MNHN 1973-460 Côte d'Ivoire, (15) *Acomys ignitus* MNHN 1957-543 Kenya, (16) *Acomys spinosissimus* HZM 14.15.494 Malawi. Dents gauches.

disposés en chevron dissymétrique. Le morphotype 5 rassemble des formes variées: *Zelotomys*, *Dephomys*, *Hybomys*, *Hylomyscus*, *Colomys*, certains *Lemniscomys*. Le Murinae sub-fossile *Malpaisomys insularis* des Iles Canaries orientales (Fuerteventura, Lanzarote) possède ce morphotype (Hutterer et al. 1988).

Les deux espèces d'*Hybomys* se distinguent sur la disposition du lobe postérieur. Ainsi *H. univittatus* possède un lobe postérieur large en forme de lame transverse tandis qu'*H. trivirgatus* possède un lobe postérieur étroit formé d'un tubercule arrondi médian. Il est intéressant de constater la présence dans ce groupe d'*Hylomyscus* qui se démarque bien par sa structure de la M3/, du groupe *Praomys* où il était rangé auparavant. De même que la structure des M3/ de *Dephomys* est nettement différente de celle de *Stochomys* (morphotype 4). La présence de *Zelotomys* dans ce groupe permet également de le différencier des *Mus* et des *Praomys*.

Morphotype 6 (Fig. 7): Présence d'un t1 et d'un t3; lobe antérieur formé de trois tubercules disposés en chevron symétrique; le t5 est de taille normale, il n'est pas plus



Fig. 4: Morphotype 3: (1) *Rhabdomys pumilio* LACM 78095 Af. S., (2) *Aethomys namaquensis* LACM 40555 Af. S., (3) *A. hindei* LACM 42919 Kenya, (4) *Muriculus imberbis* BMNH 2.9.9.51 Ethiopie, (5) *Malacomys* sp. MAC 73-18M339 Cameroun, (6) *Mastomys* cf. *natalensis* TM 29587 Af. S., (7) *Myomys* cf. *daltoni* MAC 75-3-M-2.1081 Cameroun, (8) *Praomys verreauxi* SAM 19159 Af. S., (9) *P. rostratus* RUCA Coll. 1872 Burkina Faso, (10) *Lemniscomys* sp. origine indét., (11) *Praomys jacksoni* BMNH 12.7.1.77 Kenya, (12) *Stenocephalemys griseicaudata* MNHN 1972-159 Ethiopie. Dents gauches.

volumineux que celui de la M2/. Parfois, présence d'une petite crête longitudinale entre t6 et t9. Il est présent chez *Thallomys* et *Grammomys*.

Morphotype 7 (Fig. 8): Présence d'un t1 et d'un t3; lobe antérieur formé de deux gros tubercules dont un volumineux t5 qui occupe au moins la moitié de la largeur de la dent (ce t5 est aussi volumineux que celui de la M2/). Une trace d'un t6 plus ou moins crestiforme peut s'observer en arrière du t5. Il s'agit de formes stéphanodontes: *Thamnomys*, *Lamottemys*, *Oenomys*, *Desmomys*.

Morphotype 8 (Fig. 9): Même disposition générale du dessin dentaire, que pour le morphotype 7 mais couronne bunodonte. Il n'y a pas de crêtes longitudinales entre les tubercules fortement gonflés et bien individualisés. La couronne possède parfois un aspect buno-sélénodonte: *Mylomys*, *Pelomys* (*Komemys*), *Pelomys* (*Pelomys*).

Morphotype 9 (Fig. 10): Individualisation occasionnelle du t1 et tubercules mal différenciés disposés dans une couronne. Ce morphotype caractérise les Murinae africains à M3/ fort réduite: *Nannomys*.

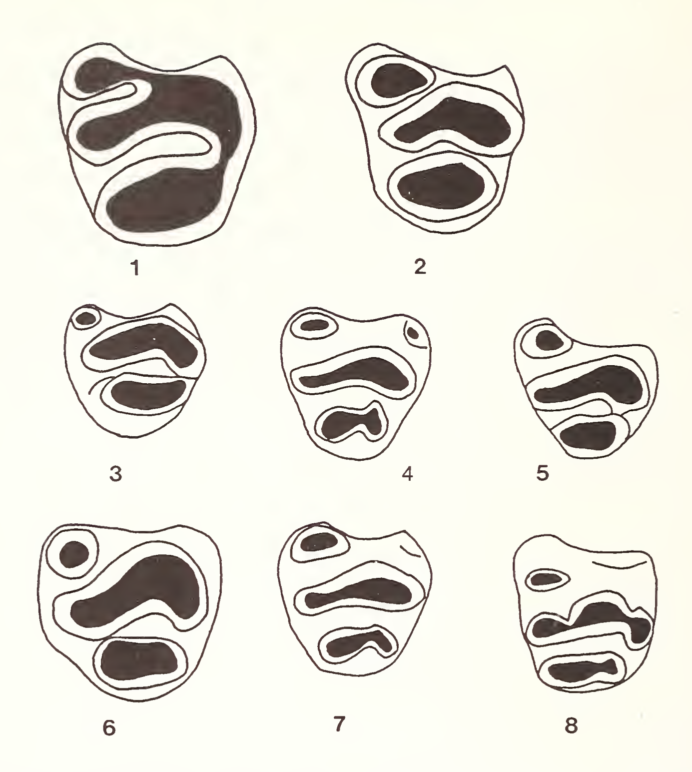


Fig. 5: Morphotype 4: (1) *Dasymys incomtus* LACM 52924 Ouganda, (2) *D. incomtus* LACM 52923 Ouganda, (3) *Stochomys* sp. MNHN 1967-1551 La Maboké RCA, (4) *Arvicanthis somalicus* LACM 53709 Kenya, (5) *Lemniscomys griselda* Cracovie M/10/45/90, Mozambique, (6) *Arvicanthis niloticus* MNHN 1978-31, (7) *A. somalicus* LACM 53712 Kénya, (8) *A. blicki* MNHN 1972-151 Ethiopie. Dents gauches.

Les morphotypes 3 à 9 se rencontrent chez la plupart des Murinae africains. Les morphotypes 3 et 8 se retrouvent chez les genres à allure extérieure de rat et chez les formes apparentées à *Praomys*. Bien que très diversifiés ces deux derniers groupes montrent une faible variabilité morphologique de la M3/ ce qui contraste avec ce qui est observé dans les catégories 1 et 2.

Le degré d'alignement des tubercules est variable chez les M3/ qui montrent le morphotype 4. Comme les morphotypes 3 et 4 sont assez voisins, une bonne discrimination demande de se référer aussi aux M1 et M2/. Ce problème se rencontre avec la distinction *Lemniscomys-Arvicanthis* ainsi qu'avec certains *Lemniscomys* et *Pelomys* [*Pelomys* (*Pelomys*)], la variation s'observant parfois au sein d'une même espèce. Malgré des tubercules très enflés qui rappellent ceux de certains *Pelomys*, *Arvicanthis blicki* reste dans le morphotype 4. La distinction des tubercules du lobe antérieur est difficile chez *Dasymys*. Ce dernier genre qui présente toujours un t1 volumineux et pas de t3, ne peut pas être classé avec les Murinae montrant le morphotype 7. Il constitue à lui tout seul une forme à M3/ de grande taille avec un schéma simplifié. Les tubercules sont également plus ou moins bien alignés et différenciés chez *Stochomys*.

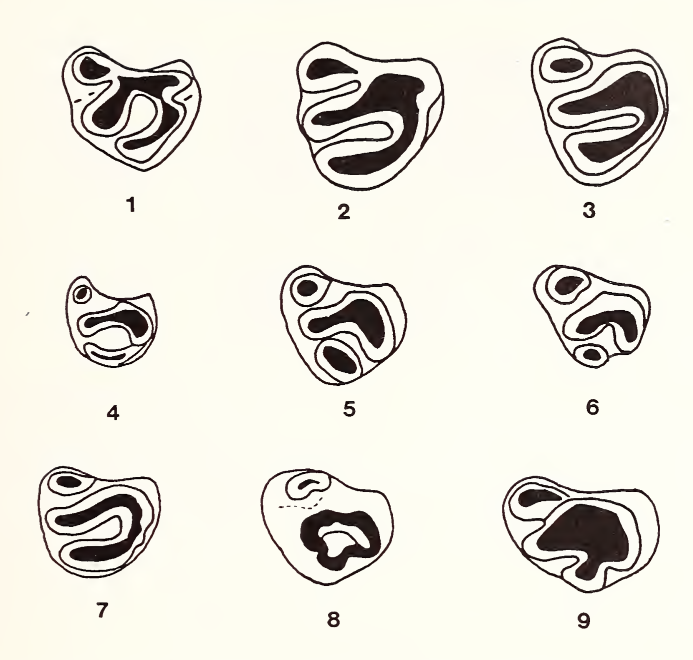


Fig. 6: Morphotype 5: (1) *Hybomys trivirgatus* MNHN 1982-564 Côte d'Ivoire, (2) *H. univittatus* MNHN 1952-382 Cameroun, (3) *Dephomys defua* MNHN 1959-789 Guinée, (4) *Hylomyscus stella* BMNH 1969-71-1932 Kenya, (5) *Colomys goslingi* BMNH 1986-1584 Zaïre, (6) *Zelotomys* sp. origine indet., (7) *Hylomyscus stella* MNHN 1965-658 Togo, (8) *Zelotomys hildegardeae* BMNH 64-582 Kenya, (9) *Zelotomys hildegardeae* BMNH 13-10-18.18 Kenya. Dents gauches.

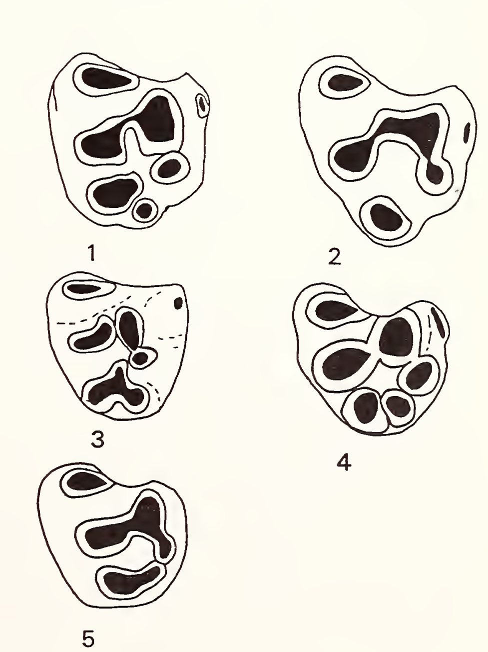


Fig. 7: Morphotype 6: (1) *Thallomys damarensis* MNHN 1962-1123 Af. S., (2) *T. damarensis* MNHN 1962-1124 Af. S., (3) *T. paedulcus* MNHN 1977-25 Somalie, (4) *Grammomys dolichurus* MAC 82-06-M-1784 Rwanda, (5) *G. gazellae* MNHN 1962-1044 Bangui RCA. Dents gauches.

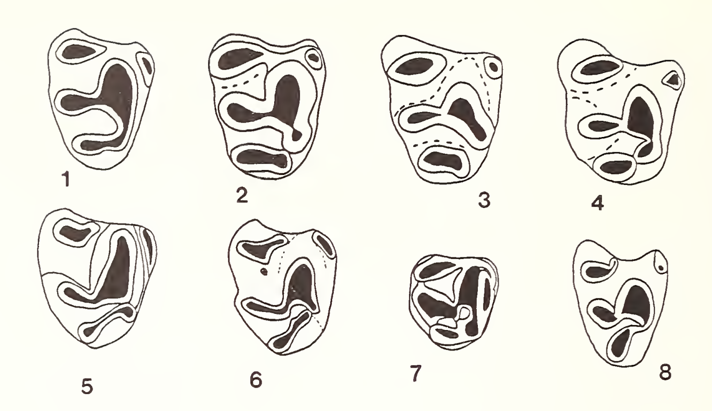


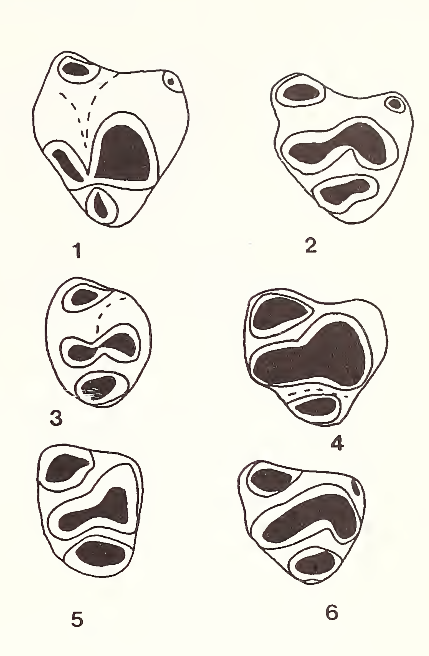
Fig. 8: Morphotype 7: (1) *Oenomys ornatus* MNHN 1979-422 Côte d'Ivoire, (2) *O. ornatus* MNHN 1959-1661 Guinée, (3) *O. ornatus* MNHN 1970-559 Guinée, (4) *O. ornatus* MNHN 1970-553 Guinée, (5) *Lamottemys okuensis* MNHN 1984-494 Cameroun, (6) *L. okuensis* MNHN 1984-493 Cameroun, (7) *Thamnomys* sp. RUCA Coll. N° 2263 Rwanda, (8) *Desmomys harringtoni* BMNH 72467. Dents gauches.

Discussion

La M3/ d'*Acomys*: L'originalité de la M3/ d'*Acomys* et la remise en question de l'appartenance de ce genre aux Murinae sur la base de données moléculaires (Sarich 1985; Wilson et al. 1987; Chevret comm. pers., Montgelard comm. pers.) montrent que l'interprétation de cette dent joue désormais un rôle phylogénétique crucial. Dans un article relatif à la position systématique d'*Acomys* (Denys et al. sous-presse), il a été souligné que le genre *Uranomys* présentait un dessin dentaire similaire à celui d'*Acomys* et l'hypothèse avait été avancée qu'ils pouvaient tous deux appartenir à des branches précoces de la radiation des Murinae. Le genre *Lophuromys* s'ajoute maintenant aux deux précédents.

Les morphotypes 3 à 9 reconnus chez les Murinae peuvent dériver du dessin dentaire illustré par la M3/ du *Progonomys* qui représente le genre souche de la radiation des Murinae (Jacobs 1978; Jacobs et al. 1989, 1990; Michaux 1971; Jaeger et al. 1985; Misonne 1969, etc . . .). Le dessin dentaire de la M3/ du plus ancien Murinae connu *Antemus chinjiensis* (ca. 14 à 12 Ma) ressemble également à celui des M3/ de *Progonomys* dont il ne diffère que par la présence d'un t1 peu développé, nettement plus réduit que le t4. Deux tubercules internes sont néanmoins présents. Comme les M3/ d'*Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys* se caractérisent par la présence d'un seul tubercule interne, la dérivation de leur dessin dentaire, dans l'hypothèse où ces genres seraient effectivement de vrais Murinae, implique que la M3/ acquiert d'abord deux tubercules internes (différenciation des Murinae), puis qu'elle perd l'un de ces tubercules (scénario 1, fig. 11). En revanche, l'hypothèse de l'individualisation précoce des genres *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys* suppose que l'évolution s'est simplement arrêtée plus tôt (scénario 2, Fig. 11).

L' éloignement phylogénétique considérable d'*Acomys* par rapport aux Murinae, indiqué par les données moléculaires, conduit à envisager une troisième hypothèse,



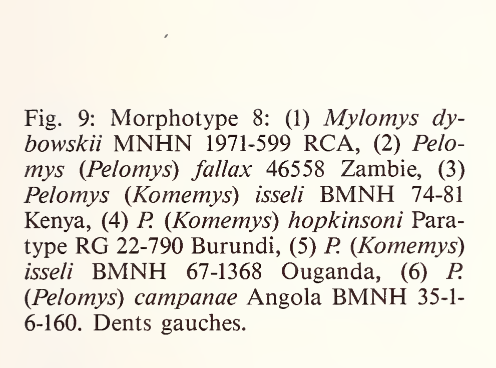


Fig. 9: Morphotype 8: (1) *Mylomys dybowskii* MNHN 1971-599 RCA, (2) *Pelomys* (*Pelomys*) *fallax* 46558 Zambie, (3) *Pelomys* (*Komemys*) *isseli* BMNH 74-81 Kenya, (4) *P.* (*Komemys*) *hopkinsoni* Paratype RG 22-790 Burundi, (5) *P.* (*Komemys*) *isseli* BMNH 67-1368 Ouganda, (6) *P.* (*Pelomys*) *campanae* Angola BMNH 35-1-6-160. Dents gauches.

celle de l'acquisition du dessin murin par parallélisme chez *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*. Si l'utilisation des caractères de la M1 et M2 sup. n'est plus possible dans ce cas pour établir les relations phylogénétiques, la M3 sup. permet d'envisager des hypothèses qu'il sera possible d'éprouver. Un muridae fossile d'âge Miocène moyen du Pakistan et de Thaïlande, *Potwarmus* Lindsay, 1988, apporte alors une information intéressante. Les dents jugales supérieures de *Potwarmus* montrent, à côté de traits cricétins, un fort cingulum antéro-interne, structure dont on peut faire dériver des tubercules internes, tels ceux montrés par les Dendromurinae, les Cricetomyinae, *Acomys*, *Lophuromys*, *Uranomys* et les Murinae. La présence d'un seul tubercule interne à la M3/ chez *Acomys*, *Lophuromys* et *Uranomys* pourrait s'expliquer par le fait que chez leur ancêtre, il n'y avait, par comparaison avec celui des autres Murinae, soit, pas de cingulum antéro-interne, soit qu'un cingulum fort réduit (scénario 3, Fig. 11).

Les Murinae africains: Les genres qui montrent les morphotypes 3, 4 et 6 possèdent des molaires dont le dessin dentaire dérive de celui observé chez le *Progonomys* du Miocène supérieur. On relève alors la tendance à la disparition du t3. Le premier chevron, plus ou moins symétrique, montre le plus souvent trois tubercules qui correspondent aux t4, t5 et t6, le deuxième lobe comprenant le t8 et le t9.

Le morphotype 6 mérite attention car il illustre une structure propre à certains Murinae, la stéphanodontie. Cette dernière, primitivement définie par la liaison entre les tubercules t6 et t9 des M1—2/ (Schaub 1938), elle désigne maintenant de façon plus générale la présence de crêtes de directíon longitudinale aux molaires supérieures et inférieures qui réunissent ou non certains des tubercules principaux entre eux. Ces crêtes correspondent à des néoformations (Michaux, 1971). Dans le cas des M3/, nous dirons qu'il y a une disposition stéphanodonte chaque fois qu'une crête ébau-

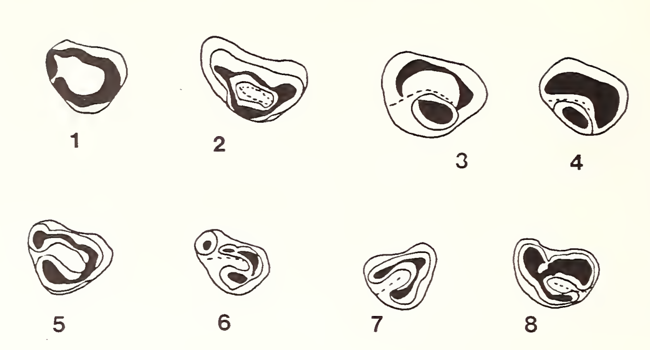


Fig. 10: Morphotype 9: (1) *Nannomys minutoides* MNHN 1964-297 Af. du Sud, (2) *Nannomys triton* MNHN 1969-263 Zaïre, (3) *Nannomys bufo* MNHN 1966-2210 Congo, (4) *Nannomys bufo* et BMNH 63-805 Ouganda, (5) *Nannomys minutoides* MNHN 1964-297 Afrique du Sud, (6) *Nannomys minutoides* origine indet., (7) *Nannomys gratus* BMNH 28.1.9.32 Kenya, (8) *Nannomys indutus* SAM 37204 Afrique du Sud. Dents gauches.

che ou établit une liaison entre les deux lobes principaux de la dent. Cette liaison se fait soit sur le bord labial de la dent (liaison t6—t9), soit sur le bord lingual (liaison t4—t8). Ensuite, la liaison du t1 au lobe antérieur marque un degré plus grand de stéphanodontie. Ce dessin dentaire montre à la fois un t1 et un t3, mais le t3 peut cependant ne pas être présent comme chez certains *Grammomys* où la M3/ montre quelquefois le morphotype 3 ainsi que chez certains *Thallomys* où le t3 est fort discret dans la plupart des cas.

Des tubercules très renflés et de grande taille en particulier ceux de la rangée centrale (morphotype 7) caractérisent un dernier groupe de Murinae. Le chevron antérieur de la M3/ ne montre que deux tubercules, un t4 et un tubercule qui représente les t5 et t6. Le second lobe se réduit à un seul tubercule. Les molaires de *Pelomys* sous genre *Komemys* appartiennent à ce groupe. En revanche, les M3/ des autres *Pelomys*, placés dans le sous genre *P.* (*Pelomys*), révèlent une assez grande variabilité en ce qui concerne les tubercules t1 et t3, ce dernier pouvant être absent, et montrent encore au chevron antérieur la trace de trois tubercules. La variabilité élevée des M3/ d'*Oenomys* et le faible nombre de *Lamottemys* connus posent un problème lorsqu'il s'agit de définir les affinités de ce dernier genre (Dieterlen & Van der Straeten 1988; Petter 1986).

Conclusions

L' observation des M3 supérieures de Muridae africains fournit des résultats systématiques et phylogénétiques importants. Tout d'abord, en ce qui concerne la systématique, l'étude de la M3/ révèle des différences morphologiques qui peuvent dans certains cas être de bons critères pour séparer des genres de rongeurs très proches par leur aspect extérieur comme par exemple les deux espèces d'*Hybomys*. Ils seront également pratiques pour déterminer des restes dentaires provenant de matériel paléontologique ou de restes de pelotes de régurgitation de rapaces. Les M3/ montrent également qu'on peut séparer *Muriculus*, *Zelotomys*, des *Mus* et que les *Praomys* ont une

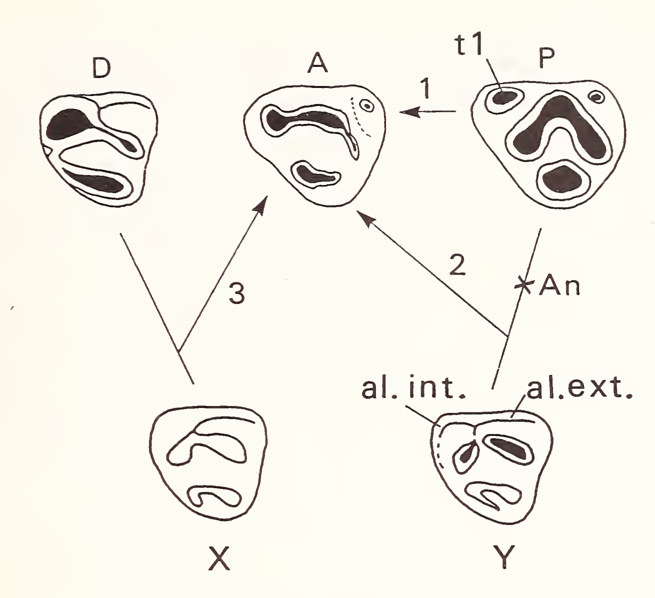


Fig. 11: Dessins dentaires comparés de *Deomys* (D), *Acomys* (A), *Progonomys* (P) et *Antemus* (An) (Murinae fossiles). Les flèches indiquent trois interprétations phylogénétiques de l'origine du dessin *Acomys*. 1: point de vue traditionnel; 2: d'après Denys et al., sous presse; 3: acquisition parallèle d'un tubercule antéro-interne chez *Acomys* et les Murinae. X, Y: Dessins dentaires de Muridae d'âge Miocène moyen, X: sans antérolophe interne, Y: sans antérolophe externe. Abréviations: al. ext. antérolophe externe, al. int. antérolophe interne. Pour la numérotation des tubercules voir Fig. 1. Dents gauches.

identité de structure. Il subsiste cependant quelques problèmes par exemple pour séparer *Lemniscomys* d'*Arvicanthis* ce qui serait bien pratique pour les travaux de paléontologie étant donnée l'importance de ces fossiles et les implications pour le paléoenvironnement et la paléobiogéographie. Seule l'étude détaillée de la variabilité de ces deux genres pourra permettre d'aller plus loin.

Le regroupement des Muridae qui présentent une structure stéphanodonte, ou encore celui des genres qui possèdent des dents en lamelles transverses, ne semble pas licite compte tenu de l'évolution convergente hautement probable de ces structures. On peut, en revanche, se demander si le groupe de formes comprenant *Aethomys*, *Lemniscomys*, *Praomys*, *Mastomys*, *Rhabdomys* ne pourrait pas représenter un ensemble monophylétique qui a divergé très tôt du stock ancestral et conservé un certain nombre de caractères primitifs. En effet, leur type de M3/ est celui qui se rapproche le plus de celui présenté par *Progonomys*, un des plus anciens Murinae connu.

Mais le résultat le plus important vient du regroupement d'*Acomys* avec *Uranomys* et *Lophuromys* genres dont la position précise vis à vis des Murinae n'est toujours pas nettement établie: isolement précoce à partir de la branche qui conduit aux Murinae, acquisition tardive dans un groupe frère ou dans un groupe encore plus éloigné des Murinae? Ces deux hypothèses ne sont pas contradictoires avec des observations autres que morphologiques relatives à chacun de ces genres. Des travaux qui portent

sur les chromosomes et l'électrophorèse des protéines chez *Lophuromys*, montrent la place originale de ce dernier au sein des Muridae (Viégas-Pécquignot et al. 1983, Bonhomme et al. 1985). Des résultats récents d'hybridation ADN/ADN (Chevret, sous-presse) et d'immunologie (Montgelard, comm. pers.) conforteraient encore cette observation. Le parallélisme évolutif qui serait illustré par *Acomys*, *Uranomys* et *Lophuromys*, est spectaculaire dans la mesure où les dessins dentaires des M1—2/ et des M/1—3 de ces formes rappellent très clairement ceux des Murinae.

Remerciements

Ce travail a été réalisé au Lab. Mammifères et oiseaux du MNHN dirigé part C. Erard. Nous remercions M. Tranier et J. Cuisin de ce laboratoire pour avoir favorisé l'accès aux collections. Il a été financé par des crédits d'une Action spécifique du MNHN et par l'URA 327 du CNRS. Nous remercions également F. Petter pour ses commentaires avisés. Notre reconnaissance va également aux responsables des collections de Mammifères de diverses institutions: au Dr. W. Van Neer du Musée de l'Afrique centrale (Tervuren), au Dr. K. Kowalski (Institut de Zoologie de Cracovie), au Dr. Dieterlen (SMNS, Stuttgart), à Mrs. S. George (LACM, Los Angeles), à Mrs. Hammerton-Drinkdraw (SAM, Cape Town), aux Dr. T. L. Harrison et P. Bates du Harrison Zoological Museum, à Ms P. D. Jenkins du Natural History Museum (London), au Dr. E. Van der Straeten (RUCA Université Anvers) qui nous a aussi aimablement fait part de ses commentaires.

Zusammenfassung

Nach Untersuchungen der Zahnmorphologie der oberen M3 afrikanischer Murinae, Dendromurinae, Cricetomyinae und Petromyscinae werden 9 Morphotypen unterschieden. Die Gattungen *Acomys*, *Uranomys* und *Lophuromys* haben eine spezifische Ausbildung der oberen M3, die zwei oder drei mehr oder weniger gut individualisierte Höcker auf dem vorderen Lobus aufweisen. Dieser Morphotyp ist klar unterschieden von denjenigen der anderen Murinae, bei denen immer ein Anterostyl (Höcker t1) und ein im wesentlichen aus drei Spitzen bestehender vorderer Lobus ausgebildet ist. *Acomys*, *Uranomys* und *Lophuromys* müssen auf Grund dieses Unterschiedes von den Murinae getrennt werden. Die oberen M3 von *Acomys*, *Uranomys* und *Lophuromys* unterscheiden sich auch klar von denjenigen der Dendromurinae, Cricetomyinae und Petromyscinae. Das Studium der oberen M3 ist wichtig, um nahverwandte oder vermutlich verwandte Gattungen zu differenzieren. Eine Prüfung der oberen M3 ist somit nützlich bei der Untersuchung von Material aus Eulengewöllen und geologischen Ablagerungen.

Références

Auffray, J. C., E. Tchernov, F. Bonhomme, G. Heth, S. Simpson & E. Nevo (1990): Presence and ecological distribution of *Mus* "*spretoides*" and *Mus musculus domesticus* in Israel. Circum-Mediterranean vicariance in the genus *Mus*. — Z. Säugetierk. 55: 1—10.

Bonhomme, F., D. Iskandar, L. Thaler & F. Petter (1985): Electromorphs and phylogeny in muroid rodents. — In: Luckett P. W. & Hartenberger J. L.: Evolutionary Relationships among Rodents, a multidisciplinary Analysis. — NATO ASI Series, S. A: Life Sciences, Vol. 92: 671—683.

Carleton M. D. & G. G. Musser (1984): Muroid rodents. — In: Anderson, S. & K. Jones, eds., Orders and families of recent mammals of the World. John Wiley et Sons Inc. pp. 289—379.

Denys, C., J. Michaux, F. Petter, J. P. Aguilar & J. J. Jaeger (sous-presse): Molar morphology as clue for phylogenetic assignation of *Acomys* to the Murinae (Mammalia, Rodentia). — Isr. J. Zool.

Dieterlen, F. (1976): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874. Vergleiche an Hand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. — Stuttgarter Beitr. Naturk., Serie A (Biologie) 285: 1—96.

Dieterlen, F. & E. Van der Straeten (1988): Deux nouveaux spécimens de *Lamottemys okuensis* Petter, 1986 du Cameroun (Muridae: Rodentia). — Mammalia 52: 379—385.

Ellerman, J. R. (1940): Families and genera of living rodents. Vol. 2, Family Muridae. — Br. Mus. (Nat. Hist.), London, xii, 690 p.

Granjon, L. & G. Cheylan (1990): Différenciation biométrique des rats noirs (*Rattus rattus*) des îles ouest-méditerranéennes. —Mammalia 54: 213—231.

Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference. — Allen Press & The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, USA. 694 p.

Hutterer, R., N. Lopez-Martinez & J. Michaux (1988): A new rodent from the Quaternary deposits of Canary islands and its relationships with Neogene and recent murids of Europe and Africa. — Palaeovertebrata 18 (4): 241—262.

Jacobs, L. L. (1978): Fossil rodents (Rhizomyidae & Muridae) from Neogene Siwalik Deposits Pakistan. — Mus. Northern Arizona Press, Bull. Ser. 52: i—xi, 1—103.

Jacobs, L. L., L. J. Flynn & W. R. Downs (1989): Neogene of Southern Asia. — In: Black, C. C. & M. R. Dawson, eds., Papers on fossil rodents in honour of Albert Elmer Wood. Natural History Museum of Los Angeles County, Special Publication 33: 157—177.

Jacobs, L. L., L. J. Flynn, W. R. Downs & J. Barry (1990): Quo Vadis, *Antemus*? The Siwalik Muroid Record. — In: Lindsay, E. H., V. Fahlbusch & P. Mein, eds., European Neogene Chronology. NATO ASI Series, Plenum Press, New York, p. 573—586.

Jaeger, J. J., H. Tong, E. Buffetaut & R. Ingavat (1985): The first fossil rodents from the Miocene of Thailand and their bearing on the problem of the origin of the Muridae. — Rev. Paleobiologie 4: 1—7.

Lindsay, E. H. (1988): Cricetid rodents from Siwalik deposits near Chinji village. Part I: Megacricetodontinae, Myocricetodontinae and Dendromurinae. — Palaeovertebrata 18: 95—154.

Lopez Martinez, N. & L. F. Lopez Jurado (1987): Un nuevo murido gigante del Cuartenario de Gran Canaria *Canariomys tamarani* nov. sp. (Rodentia, Mammalia). — Doñana, Publ. ocas. 2: 1—66.

Michaux, J. (1971): Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe occidentale. Evolution et rapports avec les formes actuelles. — Paleobiologie continentale 2: 1—67.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum. — London: British Museum (Nat. Hist.), 1019 p.

Misonne, X. (1969): African and Indo-Australian Muridae. Evolutionary trends. — Annls Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool. B172B: 1—219.

Musser, G. G. (1981): Results of the Archbold Expeditions. N° 105. Note on the systematics of Indo-Malayan Murid rodents, and description of new genera and species from Ceylon, Sulawesi and the Philippines. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 168: 225—334.

Petter, F. (1966): Affinités du genre *Cricetomys*. Une nouvelle sous-famille de rongeurs Cricetidae, les Cricetomyinae. — C. R. Acad. Sci., Paris 258: 6516—6518.

Petter, F. (1983): Eléments d'une révision des *Acomys* africains. Un sous-genre nouveau, *Peracomys* Petter et Roche 1981 (Rongeurs, Muridés). — Annls Mus. r. Afr. cent., Sci. Zool. 237: 109—119.

Petter, F. (1986): Un rongeur nouveau du Mont Oku (Cameroun) *Lamottemys okuensis*, gen. nov., sp. nov. (Rodentia, Muridae). — Cimbebasia, ser. A 8 (12): 97—105.

Robbins, C. B. & E. Van der Straeten (1989): Comments on the systematics of *Mastomys* Thomas 1915 with the description of a new west African species (Mammalia: Rodentia; Muridae). — Senckenberg. biol. 69: 1—14.

Sarich, V. M. (1985): Rodent macromolecular systematics. — In: Luckett, W. P. & J. L. Hartenberger, eds. Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis. Nato ASI Series A: Life Sciences 92: 423—452.

Schaub, S. (1938): Tertiäre und Quartäre Murinae. — Abh. schweiz. paläont. Ges. Basel 61: 1—39.

Van der Straeten, E. & F. Dieterlen (1987): *Praomys misonnei*, a new species of Muridae from eastern Zaïre (Mammalia). — Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A (Biologie) 402: 1—11.

Viégas-Pécquignot, E., B. Dutrillaux, M. Prod'homme & F. Petter (1983): Chromosomal phylogeny of Muridae: a study of 10 genera. — Cytogenetics, Cell Genetics 35: 269—278.
Wilson, A. C., H. Ochman & E. M. Prager (1987): Perspectives on a molecular time scale for evolution. — Trends in Genetics 3 (9): 241—247.

C. Denys, Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 du C. N. R. S., Université de Montpellier II, case courrier 64, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier-Cédex 05, France. J. Michaux, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'E. P. H. E. et Institut des Sciences de l'Evolution, URA 327 du C. N. R. S., Université de Montpellier II, case courrier 64, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier-Cédex 05, France.